

色素体の構造と分裂，特に核外染色体について

湯 浅 明*

植物色素体の構造は光学顕微鏡によっては、いろいろの考案がなされ、また電子顕微鏡によっては、主としてラメラ構造とグラナとの連絡が考えられ、その間の微細構造が検討されている。

一方、細胞質遺伝の研究から、色素体の自律性が想定され、その行動を支配する遺伝子に匹敵するものが色素体中にあると考えられ、その実存性が追求された。色素体遺伝を支配する実体が色素体中にあることが確実となり、いわゆる核外染色体 (extranuclear chromosome) (核内にある染色体とは別に、これとは異なる遺伝子、すなわち、異なる DNA をもった核外にある染色体、色素体やミトコンドリアの中にあり、それぞれ色素体染色体、ミトコンドリア染色体とよばれる) が追跡された。

かくして、色素体中に DNA の存在が証明され、その存在状態が電子顕微鏡によって明らかにされ、それら DNA からの情報伝達による形質の発現もしだいに明らかにされた。ここに、色素体中に、核内にある遺伝子と同じような遺伝子様のものがあり、色素体遺伝その他の色素体の関係する形質を支配していると考えられ、色素体が分裂する時には、核分裂において、核内容が同じ遺伝子をもって二つに分裂すると同様に、色素体も、同じ DNA をもつ二つの色素体に分裂すると想像され、このことを示す観察結果がすでに提出されている。したがって、色素体分裂は、均等分裂すると考えられる。

光学顕微鏡による色素体の著者の緑ラセン (green spiral) と、電子顕微鏡によるラメラ構造 (lamella-structure) との関係は、すでに 1960 年に著者によって想定された。

ラメラ構造と DNA 部位との関係は明瞭ではないが、ラメラ構造の均等分裂、DNA 部位の均等分裂は確実と考えられ、その方式は、すでに著者が 1947 年に示した緑ラセンの均等分裂と相似のものと考えられる。

したがって色素体染色体の存在形態と分裂様式は、核内の染色糸のあり方と相似のものと考えられる、これらの事実について、この論文に、歴史的な考察をする。

色素体の構造と微細構造

光学顕微鏡による色素体の構造については従来いろいろの説が提案されている。A. Meyer (1883), Schimper (1885), Sachs (1863) は、葉緑体は無色の基質と、その中に葉緑素の浸潤した粒状体があるとしたが、Doutrelingue (1935), Heitz (1936), Weier (1936) も粒状構造を考えた。Senn (1905), Liebalt (1921) は一様構造を考えたが、初期の研究者には、この考えが多かった。Scarth (1924), Frey-Wyssling (1933), Menke-

* 一般教育教授 生物学

Küster (1938), Menke・Koydle (1939) などは繊維状構造を主張し, Frommann (1880) もこの考えて, 細い網の糸の中に葉緑素があるとした。

Priestley-Irving (1913) はオリズランの1種 (*Chlorophytum* sp.) やイワヒバ (*Selaginella*) では, 葉緑体の中空のカベの中に網状構造があり, ここに葉緑素がふくまれているとした。Caepert・Cohen (1849) や Pringsheim (1881, 1881~1882) も同じ考えて, この構造の中央部分に液胞があることを Zirkle (1926) や清原 (1935) は観察している。

Heitz (1936, 1936), Weier (1936) はグラナ (Grana) は葉緑素をふくむとし, Menke・Koydle (1939) は, ツノゴケ (*Anthoceros*) の葉緑体は, 幸じて光学顕微鏡で見える程度のタンパク質分子と類脂質分子との交互の二重膜構造から成り, 染色したミクロトーム切片でも同じ構造が見えるとした。この薄膜の厚さは 5×10^{-6} cm (500 Å) ぐらいである。しかもこの葉緑体の構造はグラナの見える構造にも, 一様に見えるものにも, 基礎となるつくりと考えられた。この葉緑体構造は, 次の Menke (1940) の観察とともに, 後に述べる電子顕微鏡による微細構造と関係をもっている。

Menke (1940) は, 紫外線観察で, ツノゴケの1種では, 葉緑体は薄膜構造で, 薄膜の肥厚部としてピレノイドがあり, イワヒバやペニバナインゲン (*Phaseolus*) の葉緑体は薄膜構造で, ところどころ肥厚したグラナとなっているとしている。

湯浅 (1947) によると, シダ植物の葉緑体は, 基質中に“緑ラセン” (Green spiral) とよぶラセン糸が埋る状態では, 葉緑素は緑ラセン中にふくまれている。このことはコンテリクアマゴケ (*Selaginella uncinata*) において確認されたが (1944), シダ植物一般についても, このラセン構造を見ることができる。高等植物では固定染色したとき, 原則としてラセン構造で, ときにラセンは円板状態の連絡した形となり (ヒロハノエビモ *Potamogeton perfoliatus*), また粒状体がラセンの糸によって結ばれた形 (ハマユウ *Crinum asiaticum*) となっていることもあり, 生体のままで緑ラセンの見えることもある。また, デンドロビウム (*Dendrobium*) のように, 同化産物が大部分で, 緑ラセンはきわめて少く, したがって粒状に見えることもある (図1)。

Kausch・Ruska (1940), Menke・Koydle (1939), Ardenne (1940) は電子顕微鏡によって, 葉緑体は膜状構造の集まりで, その間にグラナがあり, グラナも膜状構造の重なったものであるとした。しかし, Granick・Porter (1948) はグラナは小さな粒状体の集まりとみている。その後, Mühlethaler (1955) によって, 葉緑体はラメラ構造であることが確かめられ, Wettstein (1959) は発育中のラメラは, 粒状構造から, 平らな細長い構造となり, ラメラに変わるとした。

葉緑体の電子顕微鏡的研究は Menke (1940), Kausche・Ruska (1940), Menke・Koydle (1939), Ardenne (1940), Granick・Porter (1947), Frey-Wyssling・Mühlethaler (1949) などによって進められ, Steinmann (1952) や Lyon (1953) は葉緑体の内部はやや密度の高い, 多少, 粒状の基質で, この中に複雑な膜状構造が埋れていて, 前者は, stroma 後者は lamella で, ラメラは押しつぶされた袋の重なったようすで, その間に, 短い袋がさらに多く重なった部分があり, disc とよばれ, グラナに当るものであるとした。袋の一つ一つは Menke (1962) は Thylakoid (sac-like) とよんだ。グラナの直径は約 $3,000 \sim 6,000$ Å で, 各葉緑体に $40 \sim 60$ のグラナがある (Granick・Porter 1947, Lyon 1953)。チラコイドの間のラメラ部分は, stroma-lamella とよばれた (植田 1975)。

グラナとグラナとの関係は立体的に追求され, Erikson・Kohn・Walles・von Wettstein

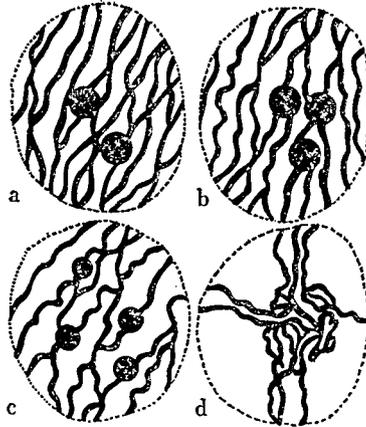


図 1. a~c, 日照中にある葉の葉緑体 (デンプン粒をふくむ), 醋酸カーミン液で染めたもの. a. イワガネソウ, b. c. コンテリクラマゴケ, d. 醋酸カーミン液で内容の収縮したイワガネソウの葉緑体.
(湯浅 1950)

1961)はラメラのところどころが板状に多く重なってグラナとなるとし, Weier・Thomson・Stocking・Drever (1963) もこれと似た構造を考え, グラナとグラナが網状に連絡されているとした。Heslop・Harrison (1963) は stroma-lamella のところどころから6枚のチラコイドをつくり出して一つのグラナをつくっているとされた。Wehrmeyer (1964) はこれと同じようなつくりで, さらに stroma lamella からチラコイドが突出していて, stroma lamella が孔の多い籠状になっていると考えた (図2)。

Paolillo・Falk (1966), Paolillo・Reinhard (1967), Paolillo・Meckay・Reighard (1969) らの高等植物の葉緑体についての研究では, グラナは円筒形で, たてに並んだ16列の小部屋でとりかこまれ, ストロマ・ラメラは, この16列の小部屋に接触する平行ないくつかの平板でできている (図2)。

これらの電子顕微鏡による立体的モデルはいずれも湯浅 (1960, 1963) が光学顕微鏡でみたモデルと著しく類似している。光学顕微鏡によると, シダ植物の色素体は緑ラセンをもつが, 生活条件によってグラナ状に転換しうるものであり, また, 観察の方法によって緑ラセンはグラナ状に見えることもある。また, すでに述べたように, つねに緑ラセンを示すもの, 生活条件によって一様構造またはグラナ状に変化しうるものもあるから, 緑ラセン構造と, Heitz (1936) のグラナ構造とは本質的にちがうものとはいえない (図1)。

従来, 電子顕微鏡によっては, ラメラ構造が見られているが (Mühlethaler 1955), これらの場合に, ラメラの切口が平行にならないで, 入りみだれて交叉していたり, 短く切れていたりする場合もある。これらは必ずしも固定して切片とする時の操作の不充分さに帰することはできない。すなわち, ラメラが部分によって方向を異にしているもので, 換言すれば, 細長い板状構造が重なって細長い糸状になり, 光学顕微鏡的には糸状構造またはねじれたラセン状と見えるものと考えられる。

Wettstein (1959) によると, ラメラは粒状体から変化して糸状となり, やがてラメラ

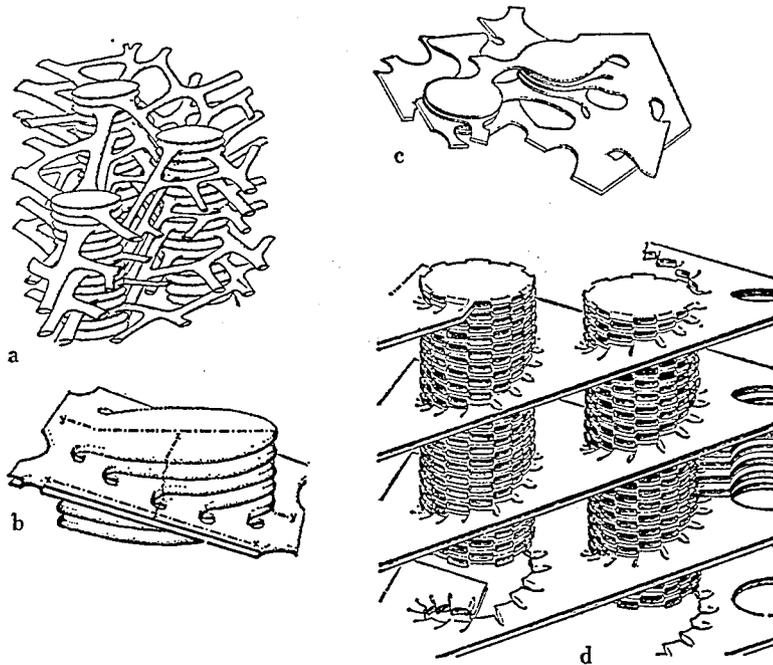


図 2. a. Weier (1963) らのモデル, b. Heslop (1963) らのモデル, c. Wehrmyer (1964) らのモデル, d. Paolillo (1970) らのモデル.

構造となるから、光学顕微鏡では糸状構造が見えるのは当然である。

ラメラは破れて光学顕微鏡的の糸（グラナをふくむ）となる場合も、ラメラ自身がすでに糸状のつくりからでき上がっていて、ときにわれて糸状になることも考えられる。Frey-Wyssling (1958) がトウガラシの葉緑体で、交叉した短いラメラの断面を見ているのは、この間の消息を示すものである。著者 (1960) はコンテリクヤマゴケで、ラメラがつねに糸状になっている場合を見ている。

著者 (1960) は光学顕微鏡で、ツノゴケの葉緑体に太い糸状構造をみているが、Greenblatt, Olson・Engel (1960) はユーグレナ (*Euglena*) の葉緑体を酵素処理して、ラメラ構造のふくらんだ縁として、糸状構造を説明している。

色素体の構造は、生活条件や生物の種類によって多少、変わっており、すべてが同一のラメラ構造とは考えにくいようである。

チラコイドもしいに細くしらべられ、ラン藻類のチラコイドは扁平な袋で、袋をつくりあげている膜の厚さは約 7μ である。チラコイド表面には、フィコビルリンをふくむ粒子フィコビリゾーム (phycobilisome) がついている。この粒子は直径 $30\sim 40\mu$ で、ほとんど等しい間隔で規則正しく配列している。Edwards・Gantt (1971) は *Synechococcus lividus* の超薄切片からフィコビリゾームは直径 $32\sim 38\mu$ で、厚さ $6\sim 7\mu$ のうすい円板状で、チラコイド膜に直角についている。1個のフィコビリゾームは7個のサブユニットでできていて、サブユニットは円板状で、その厚さは $6\sim 7\mu$ である (図3)。

チラコイド膜のつくりとともにグラナについても、しいに精細に研究され、Amtzen・Dilley・Crane (1969), Wehrli・Mühlethaler・Moor (1970), Goodenough・Stachelin (1971)

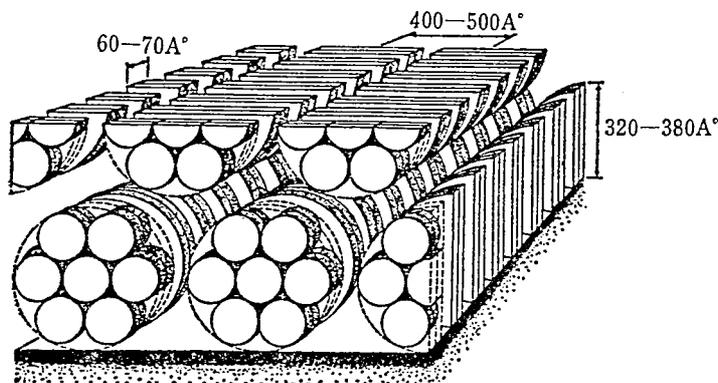


図 3. フィコビリゾームのモデル。(Edwards・Gantt 1971)

などの研究がある。

色素体遺伝と自律性

このような複雑な構造の考えられる色素体は色素体遺伝において規則正しく行動し、自律性をもっていると考えられ、この自律性は、色素体内に DNA、すなわち核外染色体があり、色素体分裂が核外染色体とともに規則正しくおこなわれることに基礎をおいていると考えて説明できる。

まず、色素体遺伝における色素体の自律性を述べ、核外染色体の確認と、色素体分裂における、その行動について検討する。

メンデル法則が 1900 年に発表されて、遺伝子による遺伝、したがって染色体による遺伝、核による遺伝が確立されて、遺伝子は一定の染色体の一定位置にあって、一定の形質を現わしているということが Morgan(1919, 1928)学派によって確かとなり、遺伝子といえば、核中の染色体にあるものと考えられ、その本体も DNA (デオキシリボ核酸; deoxy-ribose nucleic acid) であることが明らかとなった。

メンデル法則が再発見された直後、Correns (1909) はオシロイバナ (*Mirabilis*) で、また Baur (1909) はモンテンジクアオイ (*Pelargonium*) で斑入りの遺伝を調べ、この遺伝が核以外の細胞質によって引き起こされること、さらに詳しくいえば色素体の行動によっておこることを明らかにした。この遺伝現象を細胞質遺伝、または非メンデル性遺伝という。

この斑入りの遺伝には、このほか、トウガラシ、カナムグラ、シマイネその他の場合があるが、斑入りでもキンギョソウやジンチョウゲの斑入りなどは、ふつうのメンデル法則にしたがう。斑入りの遺伝は、色素体の行動によるものであるから、これらの遺伝の中、特に細胞質によるものは、色素体遺伝 (plastid inheritance) という。

オシロイバナの斑入りは、葉や茎に緑色の部分と白色の部分の斑入りになるもので、この植物の緑色部分や白色部分にできる花を自家受精して、その種子をまくと、それぞれ緑色植物、白色植物のみを生ずる。白色植物は光合成ができないので枯死する。斑入りの部分の花の自家受精では、斑入り、緑色、白色などの植物ができる。

また、白色部分の花に、緑色部分の花の花粉を与えて交配すると、その種子からは白色植物を生じ、逆に緑色部分の花に白色部分の花の花粉をかけて交配すると、その種子から

は緑色植物のみを生ずる。

これらの事実から、花粉の細胞質は受精の際に、卵細胞中に入らず、したがって花粉の色素体は受精の際に、卵細胞中に入らず、花粉からの雄性核のみが卵細胞核と合体する。オシロイバナは被子植物で重複受精するので、花粉からの2個の雄性核の一つは卵細胞核と、他の一つは極核と合体するが、今は、雄性核の一つが、卵細胞核と合体するとしておけばよい。

したがって、オシロイバナの受精では、卵細胞核は雄性核と合体し、細胞質は卵細胞のものであり、そこにふくまれる色素体は卵細胞のものであるから、ここに生ずる胚の核は卵細胞核と花粉核の合体した雑種核であり、細胞質は卵細胞の細胞質で、色素体は卵細胞のものであるから、生ずる植物の細胞の核は雑種核、色素体はすべて卵細胞のもののみである。

このようにして、たとえば、白色部分の花の卵細胞は白色体のみをもち、花粉の方から色素体は入っていないから、ここに生ずる植物は白色体のみをもち、したがって、白色の植物を生じて枯死する。

モンテンジクアオイの場合は、斑入り植物の緑色部分、白色部分の花の自家受精ではそれぞれ、緑色植物、白色植物を生ずることは、オシロイバナと同じであるし、斑入りの部分の花の自家受精からは、斑入り、緑色、白色の植物を生ずる。

しかし、白色部分の花に緑色部分の花の花粉をかけて交配すると、生ずる植物には緑色、白色、斑入りを生ずる。この逆の交配でも同じである。これらの事実から、この植物では雄性細胞は、核とともに、細胞質、したがって、色素体を花粉から卵細胞にもちこむと考えることができる。

このような結果となるのは、色素体の分配と行動によることであり、しかも、その行動には規則性があると考えられる。

このような規則性は、色素体の中にあるDNAが遺伝情報を出すからであると想像されるので、まず、色素体中にDNAのあることを示す必要がある。

色素体 DNA 部位の存在

色素体にはDNAのある部位があることは、Wettstein (1958) によってはじめて明らかとなり、つづいて電子顕微鏡的観察によって、Ris・Plaut (1962) がクラミドモナスの葉緑体、カナダモの proplastid、アルビノのトウモロコシの色素体などに見、25 Å の細い繊維として表われ、DNA ase で処理すると消失する。

その後、多くの研究者によって、色素体におけるDNA部位が示されているが、いろいろな植物に、いろいろな名称で観察されている。

DNA-like fibril (Gibbs・Cheng・Slankis 1974), 横村 (1967, 1967, 1967), DNA fibril (Gibbs・Mak・Ng・Slankis 1974), DNA filament (Bisalputra・Burton 1969), DNA-containing structure (Bisalputra・Bisalputra 1969, Hermann・Kowallik 1970, 1970, Kowallik・Hermann 1972, Ris・Plaut 1962, Sprey 1966), nucleoplasm-like region (Gunning 1965, Sprey 1977), nucleoid (Bibby・Dodge 1974) その他、いろいろである。

色素体の自律性は、このDNA部位から出てくる遺伝情報によってコントロールされていると思われる。

したがって色素体がふえるとともに、各色素体は同じ内容を持ち、ちょうど核分裂の後でできる二娘核が全く同じ内容をもつと同様と考ええよ。色素体分裂によって、DNA 部位は均等分裂するし、緑ラセンも均等分裂することが考えられる。

そこで色素体分裂について次に考えてみることにする。

色素体分裂と DNA 部位の分裂

色素体分裂はツノゴケについて Strasburger (1880), イワヒバ属で Herberlandt (1882) 藻類で, Sachs (1875), Schmitz (1882), Nägeli (1863), ツノゴケで Némec (1910), Scherrer (1914), ツヅミモ類で Carter (1919), 藻類で Heitz (1922) などが古くから観察している。大体は、二つにちぎれてふえる二分法が知られていたが、生体観察によって 1926 年に清原がクロモ (*Hydrilla*) の葉緑体で、二分法を確かめた。

さらに, Ma (1928), Senjaninova (1928), Stone (1932), Reinhard (1933), 楠・川崎 (1936) などによって、葉緑体の二分法が確かめられ、コンテリクラマゴケ (*Selaginella uncinata*) では、湯浅 (1948) が色素体の分裂に二割型、ふつう型、縦割型を区別し、その際に緑ラセンが如何に行動するかを図 4 のように示した。いずれの場合においても緑ラセンは均等に二娘色素体に分割される。

Sprey (1968) によるオウムギの elaioplast の連続切片の電子顕微鏡的観察で、分裂方向に長く伸びて二分すると、くびれのところで分裂軸に平行に DNA 部位が伸びて二分するようすが、DNA 部位の均等分裂を示唆している。同じような DNA 部位の分裂は、遠

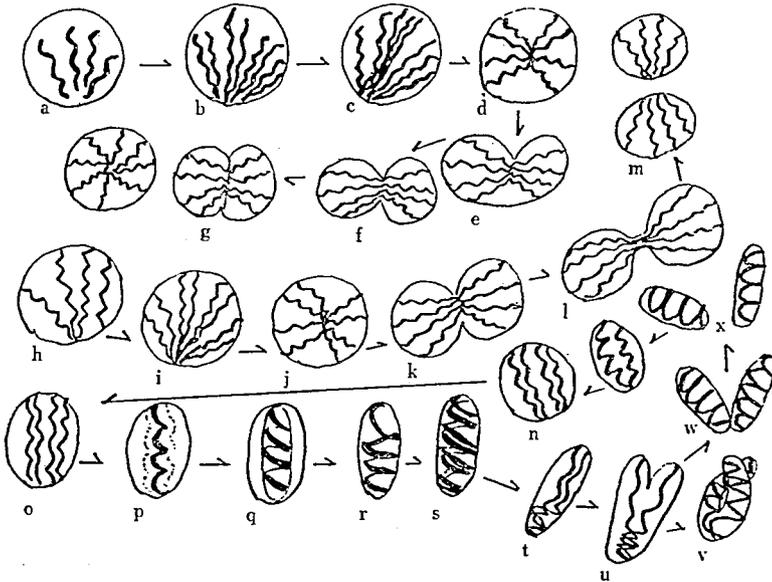


図 4. コンテリクラマゴケの色素体の分裂模式図。a~g. 二割型, h~m. ふつう型, n~x. 縦割型. (湯浅 1947)

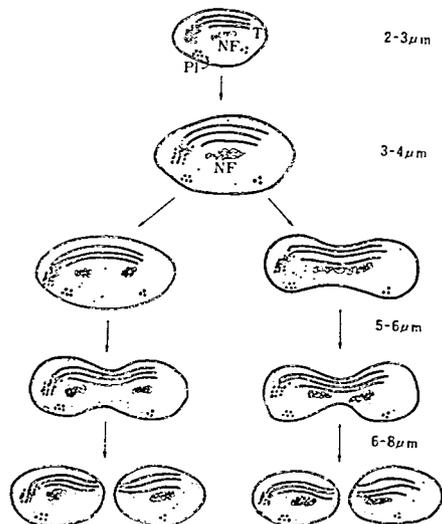


図 5. オウムギの elaioplast 中の DNA 部位の二分. (Sprey 1968)

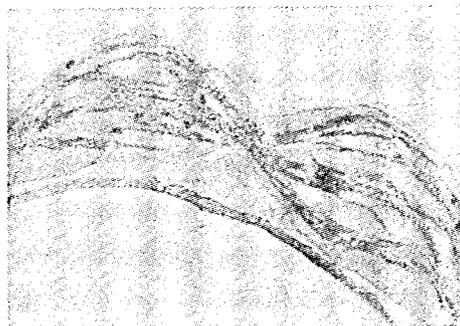


図 6. ホウレンソウの成熟葉の葉緑体分裂.
(遠山 1977)

山 (1977) の研究にも示唆されている (図 5, 6)。

Schiff・Epstein (1965) の *Euglena* の葉緑体二分の電子顕微鏡的観察によると、ラメラの均等分裂を思わせるものがあり、DNA 部位が分裂の長軸に平行し、DNA も均等分裂するように思われる (図 7)。このラメラの二分は、前記、緑ラセンの均等分裂にあたる。横村 (1967) の写真も同様である (図 8)。

Bisulputra・Bisalputra (1970) によると、*Sphaeceraria* sp. (褐藻類) の葉緑体分裂の連続切片の電子顕微鏡写真では、くびれる時、輪状 DNA 部位も中央でくびれて 8 字形となり、二つの輪にちぎれて二分する。

これらの結果からみて、緑ラセンとラメラ構造とは電子顕微鏡的スケールでも想定され、ラメラと DNA 部位の均等分裂があり、分裂後の娘色素体に、等しいラメラと DNA がふくまれるようになるものと思われる。

均等的に緑ラセン、ラメラ、DNA 部位が分裂するとすれば、分裂前に、これらの内容



図 7. *Englena* の葉緑体分裂. (Schiff・Epstein 1965)

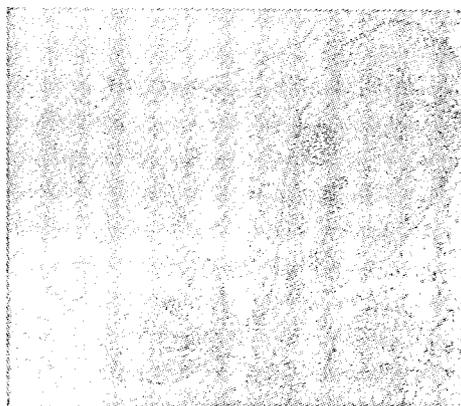


図 8. ムラサキツボクサの若い葉芽の proplastid のく
びれによる分裂と思われる像, 両極に DNA 部
位がある. (横村 1967)

が倍加してから分裂することが想像されるのであるが、このことについては、正確なデータを得ていない。あるいは、全く等しい分裂をしてから、つまり、分裂によって内容が等しい半分になってから、夫々、内容が倍加して、元と同じ緑ラセン、ラメラ、あるいは DNA 部位ができるという方式も考えられる。しかし核分裂においては、内容が倍化してから、等しく二分して、分裂前と同じ内容となることからみて、後者の考え方は、妥当でないように思う。ともあれ、色素体分裂は、ラメラについても、DNA 部位についても均等的と思われる。

DNA 部位における DNA 分子は、二重ラセンの糸として電子顕微鏡によって、クロガシラ属（褐藻類）の色素体 (Bisulputra・Burton 1970) や *Euglena Gracilis* の葉緑体に見られているが (Manning・Richards 1972), 吉田 (吉男 1981) はホウレンソウの葉緑体に、DNA 分子の明らかな解きほどされた構造を見ている。

このように、色素体 DNA の存在と均等分裂が明らかとなると、如何なるシストロンが色素体 DNA にあるかが問題となる。このことについては宮地・田中・加藤編“葉緑体”の中に詳しいので (頁 194~200), 一部転載する。

葉緑体についてひじょうに重要な形質であるクロロフィル合成系酵素群やカロチノイド合成に関与する諸酵素などは、すべて核中の DNA によるし、電子伝達系の構成要素や光

合成的炭酸固定経路に関係する多くの酵素群も核支配で、核中の DNA シストロンによるものであることが、遺伝的解析によって明らかになっている。したがって、葉緑体の形態形成や機能発現には、核と葉緑体の両方の DNA からの情報が関与している可能性がある。

いま、葉緑体の諸形質とそれらに対応したシストロンの存在場所を示すと次のようになる。下の表中、+ は存在、- は不存在、() は不確実ではあるが、可能性の高いことを示す。全般的に、これらのデータは抗生物質を用いた生化学的実験結果によるもので、将来、遺伝的解析によって訂正が加えられる可能性もある。また、実験者によって結論の違う場合もある。

葉 緑 体 形 質	シストロンの存在場所	
	葉緑体 DNA	核 DNA
rRNA (16S, 23S, 5S)	+	-
tRNA	+	+
DNA ポリメラーゼ	(+)	(-)
葉緑体 DNA 依存 RNA ポリメラーゼ	(+)	(-)
アミノアシル tRNA 合成酵素	(+)	(+)
リボゾームタンパク質群	+	+
光合成膜タンパク質群	+	+
RuBP カルボキシラーゼ	+(大サブユニット)	+(小サブユニット)
フォスホグリセリン酸キナーゼ	(-)	(+)
フォスフォリボースイソメラーゼ	(-)	(+)
フォスフォリプロキナーゼ	(-)	(+)
トリオースリン酸脱水素酵素	(-)	(+)
トリオースリン酸イソメラーゼ	(-)	(+)
アルドラーゼ	-	+
プラストシアニン	-	+
光化学系 I	+	+
光化学系 II	+	+
NADP フェレドキシン酸化還元酵素	(-)	(+)
フェレドキシン	(-)	(+)
チトクローム b ₅₅₃	-	+
チトクローム b ₅₅₉	-	+
チトクローム f	-	(+)
クロロフィル合成系酵素群	-	+
カロチノイド合成系酵素群	-	+

RuBP カルボキシラーゼの分子は、8個の大サブユニット（1個当りの分子量 56,000 dalton）と8個の小サブユニット（1個当りの分子量 12,500 dalton）から成る巨大分子である。

要 約

色素体の光学顕微鏡的構造は、グラナをふくむ緑ラセンが基質中に埋在する状態で、緑ラセンはクロロフィルをふくみ、環境の影響で、粒状、一様、糸状などに見え、この傾向はシダ植物に著しい。

この構造は、電子顕微鏡によって見るラメラ構造のラメラが実は帯状構造の集合であり、断面ではラメラと見えるが、光学顕微鏡では、糸状に見え、緑ラセンとなるものと思われる。

葉緑体中には DNA があるが、葉緑体分裂に際して、DNA 部分も均等分裂することがほぼ確定的で、緑ラセンが葉緑体分裂において、均等分裂すると同様の方法で、DNA も分裂することが想像される。

このことは葉緑体のみでなく、色素体一般についてもいえる。葉緑体に関する DNA シストロンは、核中に多くあることが解析されているが、葉緑体の形態形成や機能発現には、核と葉緑体の両方の DNA の情報が関係している可能性が多い。もちろん、葉緑体内の DNA による形質も、かなり多く分析されている。

Literature

- Anntzen C.J., Dilley, R. A. and Crane, F.L. 1969. *J. Cell Biol.* 43: 16.
 Ardenne, N. von 1970: *Naturwiss.* 28: 113.
 Baur, E. 1909. *Zeitschr. Ind. Abst. Vererb.* 1:330.
 Bibby, B.T. and Dodge, J.V. 1974: *J. Ultrast. Res.* 48: 153.
 Bisulputra, T. and Bisulputra, A. A. 1967: *J. Cell Biol.* 33: 511.
 ——— and ——— 1969: *J. Ultrast. Res.* 29: 151.
 ——— and Burton, H. 1969: *ib.* 29: 224.
 Carter, N. 1919: *Ann. of Bot.* 33: 215.
 Cohen-Bazire, G. and Kunisawa, R. 1960: *Proc. Natl. Acad. Sci.* 46: 1543.
 Correns, C. 1909. *Zeitschr. Ind. Abst. Vererb.* 1: 219.
 Doutrélinge, J. 1935: *Boc. Kon. Akad. Wetten.*
 Edwards, M.R. and Gantt, E. 1971: *J. Cell Biol.* 50: 896.
 Erikson, G., Kahn, A., Walles, B. and Wettstein, D. von 1961: *Ber. Deut. bot. Ges.* 74: 22.
 Frey-Wyssling, A. 1938: *Submikroskopische Morphologie des Protoplasms und seiner Derivate (Protoplasma-Monographien Bd. 15)* Berlin.
 ——— 1957: *Macromolecules in Cell structure.* Cambridge.
 ——— and Mühlethaler, K. 1965: *Ultrastructural Plant Cytology.* Amsterdam.
 Fromman, C. 1880: *Beobachtung über Strukture und Bewegungserscheinungen des Protoplasmas der Pflanzen.* Jena.
 Gibbs, S.P., Cheng, D. and Slankis, T. 1974: *J. Cell Sci.* 16: 557.
 ———, Mak, R., Ng, R. and Slankis, T. 1974. *ib.* 16: 579.
 Goodenough, U.W. and Stachelin, L.A. 1971: *J. Cell Biol.* 48: 594.
 Granicke, S. 1948: *J. Biol. Chem.* 175: 333.
 ——— and Porter, K.R. 1947: after Rabinowitch, E.L. 1948: *Sci. Amar.* 8.
 Greenblatt, C.L., Olson, R.A. and Engel, E.K. 1960: *J. B.B.C.* 7: 235.
 Gunning, B.E.S. 1965: *J. Cell Biol.* 24: 79.

- Heitz, E. 1922. Untersuchungen über die Teilung der Chloroplasten usw. Strusbürg.
 ——— 1936: Ber. Deut. bot. Gesells. 54: 362.
 ——— 1936: Planta 20: 134.
- Haberlandt, G. 1888: Flora 46: 291.
- Heslop-Harrison, J. 1963: Planta 60: 243.
- Herman, B.G. and Kowalek, K.V. 1970: J. Cell Biol. 45: 198.
 ——— and ——— 1970: Protoplasma 69: 365.
- Kausch, G.A. and Ruska, H. 1940: Naturwiss. 28: 303.
- Kirk, J.T.O. and Tilney-Bissett, R.A.E. 1967: The Plastid, their Chemistry, Structure, Growth and Inheritance. London & San Fransisco.
- Kiyohara, K. 1935: Jour. Fac. Sci., Imp. Univ. Tokyo, Sec. III, Bot., Vol. IV, Pt. 5: 399.
- Kusunoki, S. and Kawasaki, Y. 1936: Cytologia 7: 530.
- Lyon, H. 1953: Exp. Cell Res. 7: 609.
- Meyer, A. 1883: Das Chlorophyllkorn in chemischer, morphologischer und biologischer Beziehung. Leipzig.
- Miyazi, S., Tanaka, I. and Kato, S. Eds. 1980. Chloroplast. Tokyo.
- Morgan, T.H. 1919: The Physical Basis of Heredity. Philadelphia.
 ——— 1928: The Theory of the Gene. Yale Univ. Press, New Haven.
- Mühlethaler, K. 1955: The Structure of Chloroplast. Int. Rev. Cyt. IV: 197.
- Nägeli, C. 1881: Bot. Zeit. 39: 633, 657.
- Němec, B. 1910: Das Problem der Befruchtungsvorgänge und andere zytologische Fragen. Berlin.
- Paolillo, D.J. and Falk, R.H. 1966: Amer. J. Bot. 53: 173.
 ———, Reinhardt, J.A. 1967: Can. J. Bot. 45: 773.
 ———, Mackay, N.C. and ——— 1969: Amer. J. Bot. 56: 344.
- Priestley, J.H. and Irving, A.A. 1907: Ann. Bot. 21: 407.
- Pringsheim, N. 1881: Jahrb. Wiss. Bot. 12: 288.
 ——— 1881-1882: ib. 13: 377.
- Reinhardt, H. 1933: Protoplasm 19: 541.
- Ris, H. and Plaut, W. 1962: J. Cell Biol. 13: 383.
- Sachs, J. von 1863: Flora 46: 195, 214.
- Scarath, G.W. 1924: Quart. Jour. Exp. Physiol. 14: 99.
- Scherrer, A. 1914: Flora 107: 1.
- Schimper, A.F.W. 1885: Jahrb. Wiss. Bot. 16: 1.
- Schip, J.A. and Epstein, H.T. 1966: Biometry of Chloroplasts 1: 341. T.W. Goodwin Ed. New York and London.
- Schmitz, F. 1882: Verh. Naturhist. Ver. Preuss. Rheinl. u. Westf. 40.
- Senyaninova, M. 1927: Zeitschr. Zell. Mikr. Anat. 6: 464.
- Senn, G. 1908: Die Gestalts- u. Lageveränderung der Pflanzen-Chromatophoren.
- Sprey, B. 1966: Z. Pflanzenphysiol. 54: 331.
- Steinmann, E. 1952: Exp. Cell Res. 3: 367.
- Stone, W.E. 1932: Jour. Agr. Res. 45: 421.
- Strasburger, E. 1880: Ueber Zellbildung und Zelltheilung. 3rd Ed. Jena.

- Thomson, Stocking and Drever 1963: after Kirk and Tilney-Bassett 1967.
- Toyama, S. 1977: Microstructure of chloroplast-lamella p. 138, Origin and evolution of chloroplast p. 310. In eds. Ishida, M., Ueda, K. and Toyama, S. 1977: Cell Biology of Photosynthetic Organs. Tokyo.
- Ueda, R. 1975: *Iden*, 29: 19.
- Ueda, K. 1971: *Bioch. Physiol. Pflanzen* 162: 439.
- 1975: *Iden* 29: 27.
- Wehlenmeyer, W. 1964: *Planta* 63: 13.
- Weier, T.E. 1936: *Amer. J. Bot.* 23: 645.
- 1938: *Protoplasma* 31: 345.
- and Benson, A.A. 1967: 54: 339.
- Wettstein, D. von 1959. In *Developmental Cytology*. Ed. D. Rudnick 1969: 123.
- Yokomura, E. 1967: *Acta Med. Okayama* 21: 1.
- 1967: *Cytologia* 32: 361, 390.
- Yoshida, Y. 1979. *Sci. Rep. Niigata Univ. Ser. D.*, 16: 39.
- 1981: *Cell Biol. Int. Rep.* 5: 115.
- Yuasa, A. 1947: *Seibutu* 2: 129.
- 1949: *Jap. Jour. Gen.* 24: 166.
- 1978: *Aoba Junior Coll. Jour.* 3: 1.
- 1957: *Pap. Coll. gen. Educ., Univ. Tokyo* 7: 203.
- and Mineta, M. 1963: *ib.* 13: 35.
- Zirkle, C. 1926: *Amer. J. Bot.* 13: 301, 321.